ARTICULATA 2018 33: 147–160 ÖKOLOGIE

Heuschrecken (Orthoptera) im Jena-Experiment: Besiedlung, Verteilung und die Folgen einer Überflutung

Günter Köhler, Anne Ebeling, Erik Reichelt & Winfried Voigt

Abstract

The Jena Experiment was established in 2002 in the flood plain of the Saale River to investigate manifold relationships between plant diversity and ecosystem processes. On 82 experimental plots (20 x 20 m), 1, 2, 4, 8, 16 and 60 plant species of four functional groups (grasses, legumes, small and tall herbs) were sown in all possible combinations. To maintain the established plant species richness, plots are weeded three times per year by manually removing non-target species. In accordance with the regular management of hay meadows in this region, plots are mown and biomass is removed. To quantify annual primary production, aboveground biomass is harvested twice per year before peak biomass. On each experimental plot and on two adjacent reference plots, outside the experimental area, also Orthoptera were sampled and about 4.500 individuals included in the present analysis.

After year one (in 2003) no Orthoptera were in the samples of the Jena-Experiment, but after three years (2005) an area-wide association had developed, dominated by *Chorthippus biguttulus*, in contrast to *Ch. parallelus* in the surroundings. After 8 and 10 years (2010 and 2012) *Ch. biguttulus* remained eudominantly (~70%), followed by *Tetrix tenuicornis* and *Ch. parallelus*. These main species showed variable distribution patterns, highly correlated with the availability of grasses resp. legumes in the plots. After a flood in May/June 2013, the number of individuals considerably decreased (down to 20%), and in the following year (2014) the dominance ratio changed as well (*T. tenuicornis* > *Ch. biguttulus*).

Zusammenfassung

In dem im Jahre 2002 in der Saale-Aue angelegten Jena-Experiment (10 ha) werden von einer DFG-Forschergruppe vielfältige Zusammenhänge zwischen pflanzlicher Biodiversität und Ökosystemprozessen untersucht. Dazu sind 82 Versuchsparzellen (20 x 20 m) angelegt und darauf 1, 2, 4, 8, 16 und 60 Pflanzenarten von vier funktionellen Gruppen (Gräser, Leguminosen, kleine und große Kräuter) in allen möglichen Kombinationen angesät worden. Die Experimentalfläche wird jährlich dreimal gejätet und zweimal gemäht und die oberirdische Biomasse zweimal geerntet. Bei Arthropoden-Erfassungen im Jena-Experiment und auf zwei benachbarten Referenzflächen wurden auch Heuschrecken erfasst, von denen ca. 4500 Individuen hier einbezogen sind.

Während nach einem Jahr (2003) noch keine Heuschrecken im Jena-Experiment gefangen wurden, hatte sich nach drei Jahren (2005) ein über die Fläche verteiltes,

von *Chorthippus biguttulus* dominiertes Artenspektrum eingestellt, während auf den umgebenden Wiesen *Ch. parallelus* vorherrschte. Diese Eudominanz von *Ch. biguttulus* (um 70%) blieb auch nach 8 und 10 Jahren (2010 und 2012) erhalten, gefolgt von *Tetrix tenuicornis* und *Ch. parallelus*. Dabei wiesen die Arten jahrweise etwas verschiedene, mit der Gräser- bzw. Leguminosendeckung hoch korrelierte Verteilungsmuster auf der Fläche auf. Nach einer Überflutung im Mai/Juni 2013 gingen die Fangzahlen erheblich zurück, und im Folgejahr (2014) änderte sich die Dominanzreihung (*T. tenuicornis* vor *Ch. biguttulus*).

Einleitung

Das Jena-Experiment ist eine der weltweit größten Langzeitstudien zur experimentellen Biodiversität, welches nach der Jahrtausendwende in Jena/Thüringen in enger Zusammenarbeit zwischen dem Institut für Ökologie (AG Prof. Wolfgang W. Weisser) und dem Max-Planck-Institut für Biogeochemie (Direktor: Prof. Ernst-Detlef Schulze) unter großzügiger Förderung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) aus der Taufe gehoben wurde (ROSCHER et al. 2004). Es dient seitdem im Rahmen einer DFG-Forschergruppe dazu, die unterschiedlichsten Zusammenhänge zwischen der Pflanzendiversität und mannigfachen (ober- und unterirdischen) Ökosystemprozessen unter experimentellen Freilandbedingungen zu erforschen (zusf. WEISSER et al. 2017).

In Untersuchungen zu Wechselbeziehungen zwischen herbivoren Insekten und verschieden diversen Pflanzengemeinschaften wurden auch Heuschrecken einbezogen (AG Weisser). So konnte am Beispiel von auf den Versuchsparzellen gekäfigten *Chorthippus parallelus* nachgewiesen werden, dass dessen Überleben und Fitness nicht unmittelbar mit der Pflanzendiversität korreliert sind, von einer Düngung aber positiv beeinflusst werden (SPECHT et al. 2008, EBELING et al. 2013). Auch nach intensiver Konsumption waren der Biomasseverlust und seine vergleichsweise langsame Erholung unbeeinflusst von der Pflanzendiversität, doch änderte der Heuschreckenfraß nachhaltig die Zusammensetzung der Pflanzengemeinschaften (SCHERBER et al. 2010). Des Weiteren laufen umfangreiche, standardisierte Erfassungen von Arthropoden im Jena-Experiment, deren trophische Gilden in Verbindung mit der Pflanzendiversität untersucht wurden, wobei Heuschrecken überwiegend als generalistische Herbivore zusammengefasst werden (EBELING et al. 2018). Demgegenüber blieben basale ökofaunistische Befunde unbearbeitet, zielen diese doch vordergründig auf die Tiergruppe und nicht auf deren Abhängigkeit von der (experimentellen) Pflanzendiversität.

Ein orthopterologisch interessanter Aspekt ist dabei die Herausbildung, Etablierung und Dynamik einer Heuschrecken-Assoziation auf einer zuvor vollständig heuschreckenfreien Fläche. So werden im vorliegenden Beitrag − vor dem Hintergrund potentieller Kolonisten aus dem unmittelbaren Umfeld − die Initialbesiedlung des Jena-Experiments durch Heuschrecken sowie deren Dominanzspektren und Artverteilungen sowie die Folgen einer ungeplanten Überflutung auf die Arten und Zönosen herausgearbeitet.

Das Jena-Experiment

Zu seiner Vorbereitung sind Anfang 2001 das experimentelle Design entwickelt, ein geeigneter Standort gesucht und der Antrag auf Förderung einer DFG-Forschergruppe eingereicht worden. Als Versuchsfläche fand sich eine (von der FSU Jena zu pachtende) landwirtschaftliche Nutzfläche, auf der seit den frühen 1960er Jahren Gemüse und Getreide angebaut worden war. Sie erstreckt sich über 10 ha in der Saale-Aue bei Jena-Löbstedt: 50°55'N / 11°35'E, 130 m ü.NN. Im Norden und Süden grenzen nach Gebüschgürtel und Wiesenweg jeweils Mähwiesen und dahinter Kleingärten an, im Osten wird die Fläche von einem schmalen, baumbestandenen Uferstreifen zur Saale hin begrenzt, und im Westen führt hinter einem schmalen Gehölz- und Wiesenstreifen eine Fahrstraße entlang.

In den Vorbereitungsmonaten wurde zunächst die ruderale Vegetation der übernommenen Ackerbrache vollständig mit Herbiziden totgespritzt. Danach sind auf dem umgepflügten und geeggten Boden die Versuchsparzellen samt Wegenetz eingemessen, abgegrenzt und beschildert worden (Abb. 1). Zuvor wurden an alle Parzellen Elektrokabel verlegt und Saugplatten (zur Bestimmung der Wasserretention des Bodens) eingegraben. Im Mai 2002 erfolgte die Aussaat auf den 82 Versuchsparzellen (á 20 x 20 m). Aufgrund etwas unterschiedlicher Ausbildung des Auenbodens wurde das Experiment in vier Blöcke (B1-B4) zu jeweils 22 bzw. 23 Flächen mit jeweils blockgleichen Bodeneigenschaften unterteilt (Abb. 2). Aus einem Pool von 60 Pflanzenarten der mitteleuropäischen Frischwiesen (Arrhenatherion) wurden im Hauptexperiment auf den Parzellen die Artenzahl (1, 2, 4, 8, 16, 60) und die Zahl funktioneller Gruppen (Gräser – 16 Arten, große Kräuter – 20, kleine Kräuter – 12, Leguminosen – 12 Arten) in allen möglichen Kombinationen variiert sowie alle 60 Pflanzenarten auch als Monokulturen eingesät (Abb. 3). Um die Arten-Kombinationen auf den Parzellen von Jahr zu Jahr halbwegs konstant zu halten, werden diese jährlich zwei- bis dreimal per Hand gejätet. Außerdem werden sie zweimal gemäht (Anfang Juni und Anfang September) und zweimal wird die Biomasse geerntet. Neben dem Jena-Experiment sind auf den benachbarten Arrhenatherion-Mähwiesen noch zwei Referenzparzellen (eine nördlich und eine südlich davon) eingerichtet worden.



Abb. 1:
Die vorbereitete Ackerflur für das Jena-Experiment im Frühjahr 2002. Foto: Ch. Roscher.



Abb. 2: Das Jena-Experiment aus südlicher Perspektive, am Oberrand die Nordwiese, unten die Südwiese und rechts der Uferwald der Saale, Juni 2006. Helikopterfoto: W. Voigt.

Material und Methode

Im Rahmen von Arthropoden-Erfassungen sind auch Heuschrecken mit ausgelesen, gezählt und determiniert worden. Die für den vorliegenden Beitrag ausgewerteten Individuen wurden zu unterschiedlichen Anteilen mit drei Methoden erfasst.

Kescherfänge: Um eine Vorstellung vom Wirbellosenspektrum zu bekommen, welches aus der Umgebung das Jena-Experiment potentiell besiedeln könnte, wurden im Jahre 2003 auf den angrenzenden Wiesen an sechs Terminen (Ende Mai bis Anfang September) quantitative Kescherfänge (50 Doppelschläge/Fläche x Termin) ausgeführt (PRATSCH 2004/unveröff.), die hier zum Vergleich mit einbezogen sind.



Abb. 3:
Aus einem Biozönometer werden die Arthropoden herausgesaugt, Versuchsparzelle mit Monokultur von *Leucanthemum vulgare*, Sommer 2012. Foto: A. Ebeling.

Biozönometer: In den Vegetationsperioden 2003 und 2005 sind die ersten Fänge im Jena-Experiment gemacht worden, um die sich herausbildenden Arthropoden-Gemeinschaften zu untersuchen, während weitere Fänge ab 2010 erfolgten. Dazu wurde ein gazebespanntes Erfassungszelt (0,75 m x 0,75 m Grundfläche) mit klettverschließbarem Öffnungsspalt eingesetzt, aus dem die Tiere mit einem Industriestaubsauger (Fa. Kärcher) herausgesaugt wurden (Abb. 3) und sich in einem Gazebeutel sammelten. Beprobt wurde in 3 bis 4-wöchigem Abstand jeweils von Mitte Mai bis Mitte Oktober mit jeweils fünf zufällig verteilten Fängen (= 2,5 m^2) auf denselben 50 Versuchsparzellen (alle Fänge 2003 und 2005 W. Voigt, ab 2010 A. Ebeling u. Mitarbeiter). Einmal in dieser Weise beprobte Standorte innerhalb einer Versuchsparzelle wurden im selben Jahr von weiteren Probenahmen ausgeschlossen.

Bodenfallen: Im Jena-Experiment sind in den Jahren 2003 und 2005 auf 50 Parzellen, und danach ab 2010 auf 80 Parzellen (zuzüglich der beiden außerhalb gelegenen Referenzplots) von Mai/Juni bis September/Oktober jeweils zwei Bodenfallen (Ø 7,5 cm) mit Formalin als Fangflüssigkeit eingegraben und etwa alle zwei Wochen geleert worden. In die nachfolgenden Auswertungen wurden die Fänge der Jahre 2010, 2012, 2013 und 2014 einbezogen.

Tiermaterial: Die nach allen Fängen in 70%igem Ethylalkohol konservierten Heuschrecken wurden später nach Art, Geschlecht und Entwicklungsstadium bestimmt und gelistet (G.K., 2014 mit E.R.). In die vorliegende Auswertung sind insgesamt 4469 Individuen einbezogen worden: 705 aus Kescherfängen (2003) auf den angrenzenden Wiesen, 485 aus dem Biozönometer (2005) und 3279 aus Bodenfallen der Jahre 2010, 2012, 2013 und 2014 (vgl. Tab. 1, 2 und 4).

Ergebnisse

Initialbesiedlung

Im Frühjahr 2002 wurde auf der vegetationsbereinigten 10 ha-Fläche (reichlich 300 x 300 m) das entsprechende Vegetationsmosaik des Jena-Experiments etabliert (vgl. Abb. 2). Man kann davon ausgehen, dass zu diesem Zeitpunkt (wie auch zuvor in den Ackerkulturen) aufgrund der drastischen Flächenvorbereitung (vgl. Abb. 1) weder Heuschrecken noch deren Ootheken vorhanden waren. Erst nach Aussaat der Pflanzenmischungen im Mai 2002 und deren Aufwachsen konnten Heuschrecken das Jena-Experiment allmählich besiedeln.

Während 2003 auf der Experimentalfläche, abgesehen von den begrenzenden Rändern, praktisch noch keine Heuschrecken (mit Bodenfallen bzw. Biozönometer) gefangen wurden, konnten 2005 (mit Biozönometer) bereits zahlreiche Tiere erfasst werden. Ein Vergleich mit den Kescherfängen (2003) auf den unmittelbar angrenzenden Wiesen zeigt zwar ein ähnliches Spektrum von insgesamt 9 Arten im Jena-Experiment und 11 Arten im Umfeld (Süd- und Nordwiese zusammen), jedoch verschiedene eudominante Arten. Während im Jena-Experiment *Chorthippus biguttulus* (70%) mit weitem Abstand vor *Ch. parallelus* (14%) und *Ch. apricarius* (6%) vorherrschte, war es auf angrenzender Süd- und Nordwiese *Ch. parallelus* (95% bzw. 97%), der fast ausschließlich die Assoziationen bestimmte (Tab. 1).

Tab. 1: Vergleich der Heuschrecken-Assoziationen vom Jena-Experiment (2005: Biozönometer, 50 PF á 5 Aufnahmen) mit denen der angrenzenden Süd- und Nordwiese (2003: jeweils 150 Kescher-Doppelschläge). Fz.: Fangzahl, D: Dominanz.

Art	**Südwiese**		**Jenaexperiment**		**Nordwiese**	
Ensifera	**Fz.**	**D**	**Fz.**	**D**	**Fz.**	**D**
Metrioptera roeselii	6	2%	1	<1%	4	1%
Phaneroptera falcata	1	<1%	1	<1%	0	0
Tettigonia spec.	1	<1%				
Caelifera						
Chorthippus albomarginatus	0	0	1	<1%	1	<1%
Chorthippus apricarius	1	<1%	29	6%	3	1%
Chorthippus biguttulus	0	0	341	**70%**	1	<1%
Chorthippus dorsatus	4	1%	12	2%	2	<1%
Chorthippus parallelus	289	**95%**	67	14%	389	**97%**
Stenobothrus lineatus	1	<1%	0	0	0	0
Tetrix subulata	1	<1%	1	<1%	0	0
Tetrix tenuicornis	0	0	32	6%	1	<1%
Fangzahl	**304**		**485**		**401**	
Artenzahl	**8**		**9**		**7**	

Hinsichtlich der Verteilung traten Heuschrecken nach den ersten drei Jahren (2005) bereits auf der gesamten Versuchsfläche auf, wobei der eudominante *Ch. biguttulus* das Muster bestimmte. Die meisten Tiere (Jahressumme) wurden am Nordrand und etwas weniger im südlichen Abschnitt gefangen, doch auch in Flächenmitte, 100-150 m von den Rändern entfernt, waren schon Heuschrecken zu finden (Abb. 4). Unter Berücksichtigung der nach einem Jahr (2003) (zumindest in den Fängen) noch abwesenden Heuschrecken muss deren (verstärkte) Besiedlung dann 2004 eingesetzt haben. Denn der Juvenilanteil (in 2005) bei den vier Hauptarten (*Ch. biguttulus*: 48%, *Ch. parallelus*: 18%, *Ch. dorsatus*: 17% und *Ch. apricarius*: 10%) rekrutierte sich aus dem Schlupf von bereits 2004 auf der Versuchsfläche abgelegten Ootheken.

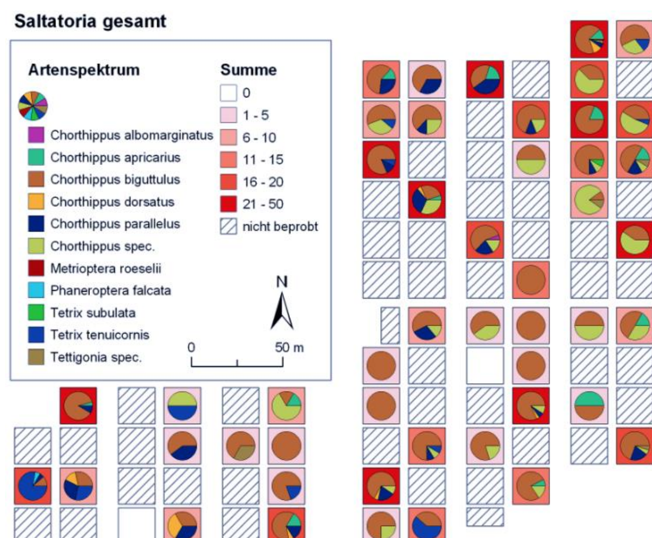


Abb. 4:
Verteilung der Heuschrecken (Arten und Fangzahlen) im Jena-Experiment drei Jahre nach Etablierung (2005). Erfassung mit Biozönometer, erstellt mit Arc GIS und ArcView. Grafik: O. Mustafa & N. Nitschke.

Dabei führten die sich infolge des intensiven Managements einstellenden relativ trockenen Verhältnisse im Jena-Experiment (im Vergleich zur Umgebung) von Anfang an zu einer Begünstigung des xerophileren *Ch. biguttulus* gegenüber den anderen mesophilen *Chorthippus*-Arten.

Assoziationsbildung

Die Heuschrecken-Assoziation im Jena-Experiment weist von Anfang an (2005) zumindest in der Dominanzverteilung eine gewisse Stabilität auf. So zeigen Bodenfallenfänge nach acht und zehn Jahren (2010 und 2012) ähnliche Verhältnisse wie 2005 (mit Biozönometer), nämlich eine um die 70% variierende Dominanz von *Ch. biguttulus*. Allerdings folgt in den Bodenfallen *Tetrix tenuicornis* (mit Biozönometer schlechter erfassbar) mit beträchtlichen Anteilen von 29% und 17%. Im Jahre 2014 (im Jahr nach Überflutung) lag sein Anteil (47%) dann sogar leicht über jenem von *Ch. biguttulus* (42%). Dagegen schwankte die Dominanz von *Ch. parallelus* in diesen Jahren um 5%, *Ch. albomarginatus* und *Ch. dorsatus* bildeten jeweils zwischen 1% und 5% des Bestandes, und die Anteile aller übrigen Arten lagen unter einem Prozent (Tab. 2).

Tab. 2: Fangzahlen (Fz.) und Dominanzen (D) der Heuschrecken im Jena-Experiment 8, 10 und 12 Jahre nach Etablierung, jeweils 164 Bodenfallen von Mai-Oktober.

Art	**2010**		**2012**		**2014**	
Ensifera	**Fz.**	**D**	**Fz.**	**D**	**Fz.**	**D**
Metrioptera roeselii	0	0	1	<1%	0	0
Pholidoptera griseoaptera	0	0	1	<1%	0	0
Caelifera						
Chorthippus albomarginatus	6	<1%	29	<2%	37	5%
Chorthippus apricarius	2	<1%	2	<1%	0	0
Chorthippus biguttulus	408	62%	1112	72%	331	42%
Chorthippus dorsatus	24	4%	43	3%	11	1%
Chorthippus parallelus	28	4%	91	6%	38	5%
Stenobothrus lineatus	0	0	1	<1%	0	0
Tetrix tenuicornis	191	29%	254	17%	372	47%
Tetrix subulata	0	0	3	<1%	0	0
Fangzahl, ges.	**659**		**1537**		**789**	

Die Verteilungen der drei Hauptarten zeigten 2010-2014 (im Vergleich zu 2005 - Abb. 4) erwartungsgemäß noch dichtere und mosaikartigere Muster, deren Fluktuationen von den jährlichen Aktivitätsdichten modifiziert wurden. In diesem Zeitraum kam *Ch. biguttulus* auf der gesamten Versuchsfläche vor, mit etwas höheren Fangzahlen auf der nördlichen und östlichen Seite (Abb. 5). Gleichzeitig konzentrierte sich *T. tenuicornis* jahrweise in verschiedenen Bereichen, so 2010 im Norden und Süden, 2012 im Süden und 2014 im Osten und Westen, während zentrale Parzellen teilweise ausgespart blieben (Abb. 6). Und *Ch. parallelus* (in geringeren Fangzahlen) verteilte sich lückig über das gesamte Jena-Experiment, was vor allem bei den höheren Aktivitätsdichten 2012 deutlich wird (Abb. 7).

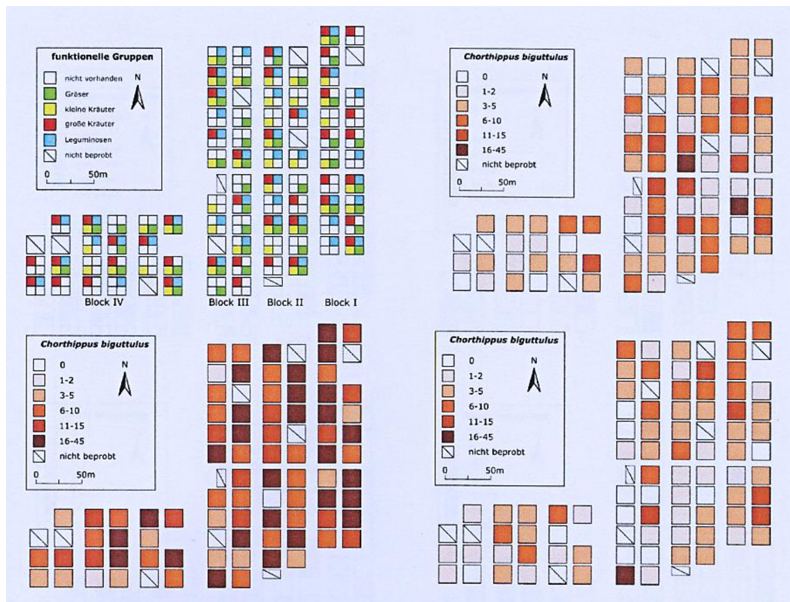


Abb. 5:
Verteilung von *Chorthippus biguttulus* im Jena-Experiment 2010 (oben rechts), 2012 (unten links) und 2014 (unten rechts) nach Erfassung mit Bodenfallen. Grafik: E. Reichelt.

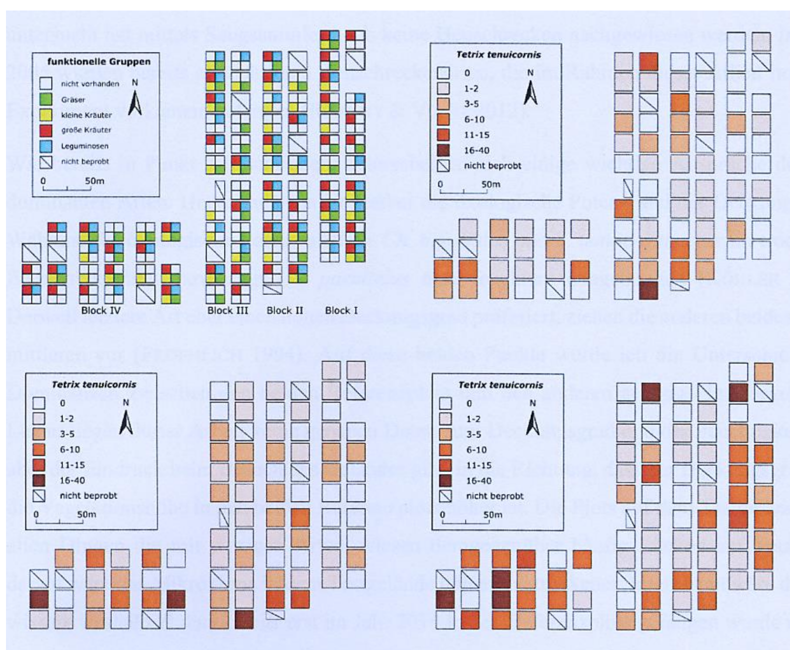


Abb. 6:
Verteilung von *Tetrix tenuicornis* im Jena-Experiment 2010 (oben rechts), 2012 (unten links) und 2014 (unten rechts) nach Erfassung mit Bodenfallen. Grafik: E. Reichelt.

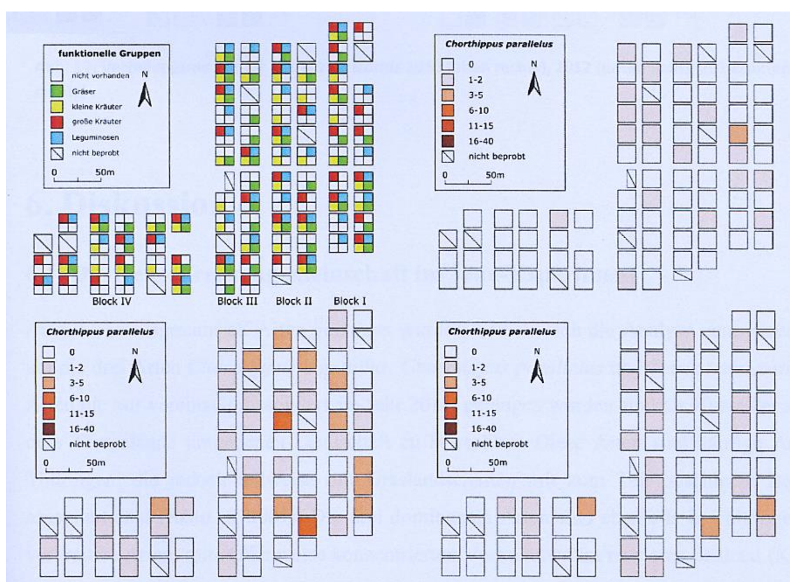


Abb. 7:
Verteilung von *Chorthippus parallelus* im Jena-Experiment 2010 (oben rechts), 2012 (unten links) und 2014 (unten rechts) nach Erfassung mit Bodenfallen. Grafik: E. Reichelt.

Diese Verteilungen korrelierten nur partiell mit der Vegetation der Versuchsparzellen, wobei die Pflanzenartenzahl fast keine Rolle spielte (REICHELT 2016/unveröff.). Doch gab es bei den beiden häufigsten Arten deutliche Unterschiede als Ausdruck ganz verschiedener Lebensweisen. So waren die Fangzahlen von *Ch. biguttulus* in allen drei Jahren hoch korreliert (p<0,001 bzw. p<0,01) mit der Deckung der Gräser (als Futterpflanzen), dagegen jene von *T. tenuicornis* mehr oder weniger korreliert mit der Deckung der Leguminosen, was aufgrund der bekannten Bryophagie der Art nicht mit Nahrungsverfügbarkeit zu erklären ist (Tab. 3). Mit Kräutern gab es mit einer bemerkenswerten Ausnahme (*Ch. biguttulus* hoch korreliert in 2014) keinerlei signifikante Korrelationen (Tab. 3).

Tab. 3: Jahrweise Korrelationen (GLM: Generalisiertes Lineares Modell) der beiden eudominanten Heuschreckenarten (Fangzahlen aus Bodenfallen) mit der Zahl an Pflanzenarten und deren funktionellen Gruppen auf den Versuchsparzellen des Jena-Experiments. Signifikanzen: n. s.: nicht signifikant, * p<0,05, ** p<0,01, *** p<0,001.

Vegetation	***Chorthippus biguttulus***			***Tetrix tenuicornis***		
Jahr	**2010**	**2012**	**2014**	**2010**	**2012**	**2014**
Pflanzenarten (log)	n. s	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	**
Gräser	***	***	**	**	n. s.	n. s.
Leguminosen	n. s.	n. s.	*	*	***	*
Kräuter, große	n. s.	n. s.	***	n. s.	n. s.	n. s.
Kräuter, kleine	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.

Überflutungsfolgen

Nach Starkregen in der letzten Maiwoche 2013 (ca. 90 mm) stand die gesamte Versuchsfläche bis weit in den Juni hinein unter Wasser, wobei einige Parzellen bis zu 24 Tage überflutet waren. Der Wasserstand erreichte zeitweise bis zu 60 cm Höhe, so dass nur noch die bereits hochgewachsenen Vegetationsbereiche herausragten (Abb. 8). In dieser Vegetationsperiode verzögerte sich das phänologische Auftreten der Arten und die Fangzahl an Heuschrecken betrug nur 20% von jener des Vorjahres (2012). Von diesem Rückgang waren die *Chorthippus*-Arten besonders stark betroffen, während *Tetrix tenuicornis* immerhin noch 35% seiner Vorjahresfangzahl erreichte (Abb. 9), was sich auch in den Dominanzverhältnissen niederschlug (vgl. Tab. 4 mit Tab. 2), lag nämlich 2012 *Ch. biguttulus* noch mit 72% weit vor *T. tenuicornis* mit 17%, verschoben sich diese Anteile im Überschwemmungsjahr (2013) auf 59% und 30% (Tab. 4), und im Folgejahr (2014) − bedingt also durch die deutlich höheren Fangzahlen von *T. tenuicornis* − sogar auf 42% und 47% (Tab. 2). Diese rein zahlenmäßigen Befunde zeigen, dass ein derartiges Hochwasserereignis im Frühsommer alle Heuschrecken-Populationen in der laufenden Vegetationsperiode beträchtlich reduziert (Abb. 9). Im Folgejahr erholen sie sich zwar wieder (Anstieg auf das 2,6fache), doch bei Gomphocerinae und Tetrigidae etwas verschieden, was zwangsläufig eine Umschichtung der Dominanzanteile herbeiführt.

Tab. 4: Heuschrecken im Jena-Experiment 2013 (nach Mai/Juni-Hochwasser) aus fünf Leerungen von jeweils 164 Bodenfallen.

Art/Monat (2013)	**Jun**	**Jul**	**Aug 1**	**Aug 2**	**Sep**	**Ge-samt**	**D (%)**
Ch. albomarginatus	0	0	4	6	1	**11**	4%
Chorthippus apricarius	0	0	2	0	0	**2**	<1%
Chorthippus biguttulus	0	8	45	95	25	**173**	59%
Chorthippus dorsatus	0	1	1	1	0	**3**	1%
Chorthippus parallelus	0	3	2	6	5	**16**	5%
Tetrix subulata	0	0	0	1	0	**1**	<1%
Tetrix tenuicornis	57	11	4	14	2	**88**	30%
Gesamt	**57**	**23**	**58**	**123**	**33**	**294**	



Abb. 8: Das überflutete Jena-Experiment, Juni 2013. Foto: V. Malakhov.

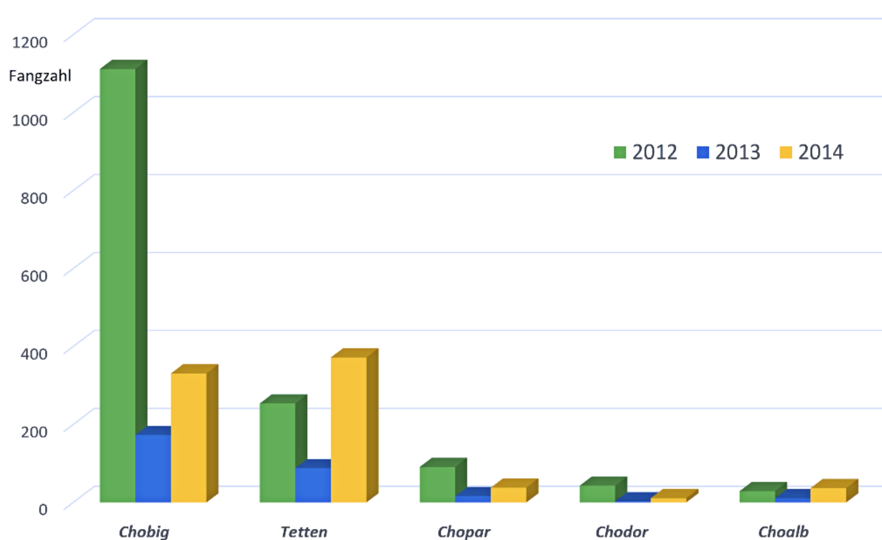


Abb. 9: Fangzahlen (Bodenfallen) der Heuschrecken im Jahr vor (2012), während (2013) und nach (2014) der Überschwemmung.

Diskussion

Das seit 2002 laufende Jena-Experiment bot über die Jahre die Möglichkeit, auch die Besiedlung und Etablierung jener neu angelegten 10 ha-Fläche durch Heuschrecken zu verfolgen.

Bereits nach spätestens zwei Jahren müssen die ersten Heuschrecken von den Rändern her auf die bereits Wochen nach Aussaat gut bewachsene Versuchsfläche gekommen sein und sich hier vermehrt haben, so dass das Artenspektrum nach drei Jahren (2005) schon etwa dem der Umgebungswiesen entsprach. Die Situation im Jena-Experiment ähnelt dabei jener, die man von experimentellen und natürlichen Störstellen mit rascher Besiedlung durch Heuschrecken kennt. So traten im Leutratal bei Jena/Thüringen Heuschrecken (hier meist *Ch. parallelus*) auf Halbtrockenrasenparzellen, die jeweils Ende Mai und Ende August mit Insektiziden begiftet wurden, bereits innerhalb von 10 Tagen in beachtlicher Zahl auf, dabei erwartungsgemäß im Spätsommer (als Imagines) etwas rascher (PETER et al. 1981). Auf frischen Windwurfflächen in Unterfranken kamen bereits nach einem Jahr acht Heuschreckenarten in teils beträchtlicher Häufigkeit vor, wobei die nächsten Wiesen 200 m entfernt waren (LAUßMANN 1993). Etwas anders gelagert ist die Situation auf Rohbodenstandorten, die zuerst von hochmobilen, gut flugfähigen Pionierarten aufgesucht werden. So werden in den aufgelassenen und renaturierten gewaltigen Braunkohle-Bergbaufolgelandschaften Ostdeutschlands die initialen trocken-sandigen, vegetationsfreien/armen Rohböden zuerst und in geringer Zahl von *Sphingonotus caerulans* aufgesucht, der damit zur Charakterart solcher Lebensräume wird, sukzessive gefolgt von *Chorthippus brunneus* und *Oedipoda caerulescens* (OELERICH 2004, LANDECK et al. 2017). Ganz anders geartet sind (quasi-)natürliche Flusslandschaften mit einer ausgeprägten Hydro- und Morphodynamik, in deren Verlauf die Kies-, Schotter- und Sandbänke ständigen Umlagerungen unterliegen. In der Oberen Isar (bei Niedernach/Oberbayern) änderten sich die Populationen von *Bryodemella tuberculata* in Größe und Verteilung mit den Schotterbänken in Abhängigkeit vom jährlichen Überflutungsgeschehen, was sie sowohl zur Indikatorart für solche Wildflusslandschaften als auch zu einem Lehrbuch-Beispiel für eine existente Metapopulation macht (REICH 1991, 2006). Ähnliche Aussterbe- und Wiederbesiedlungsereignisse zeigten *Calliptamus italicus*, *Oedipoda caerulescens* und *Sphingonotus caerulans* bei vergleichenden Untersuchungen an der oberen Rhône (KORBUN & REICH 1998, REICH 2006). Und an/in der mittleren Mulde (Nordsachsen) führte ein Sommer-Hochwasser (August 2002) zu einer weitgehenden Auslöschung von *Oedipoda caerulescens* und *Sphingonotus caerulans,* der im Jahr darauf eine rasche (Wieder-)Besiedlung der (teils umgelagerten) Sand- und Schotterbänke durch beide Arten folgte, für die sehr wahrscheinlich auch (das Hochwasser) überdauernde Ootheken eine entscheidende Rolle spielten (STRAUBE 2013).

Die Besiedlung des Jena-Experiments führte aber auch zu sehr stark verschobenen Dominanzspektren im Vergleich zu jenen der umgebenden Wiesen. Es hatte sich nämlich nicht die von *Chorthippus parallelus* dominierte mesophile Assoziation wie auf den benachbarten Auenwiesen, sondern eine zunächst von *Ch. biguttulus* beherrschte, xerophilere Zönose herausgebildet, die auch in den Folgejahren

erhalten blieb. Die ansteigende Häufigkeit von *Tetrix tenuicornis* könnte hingegen einer zunehmenden Bodenverdichtung mit aufkommendem Wachstum von Moosen (besonders im Frühjahr) geschuldet sein, von denen sie sich hauptsächlich ernähren. Zum einen mag die größere Mobilität von *Ch. biguttulus* im Vergleich zu *Ch. parallelus* entscheidend gewesen sein, die dessen raschere, flächendeckende Initialbesiedlung ermöglichte. Zudem konnte RIETZE (1994) nachweisen, dass sich *Ch. biguttulus* aus einem Lebensraum-Korridor auch in einen benachbarten, abgeernteten Acker ausbreitete, während *Ch. parallelus* weitgehend im Korridor verblieb. Zum anderen ist die recht stabile Etablierung dieser Assoziation mit dem besonderen Lebensraum des Jena-Experiments zu erklären. Durch das jährlich dreimalige Jäten (mit Heerscharen von Helfern auf einer Front von vorrückenden Fußbänken) und die zweischürige Mahd (mit Biomasse-Ernte) bleibt zwar das angesäte Arrhenatherion halbwegs erhalten, dies jedoch in einer wesentlich trockeneren Ausbildung (und auf verdichteterem Boden) als auf den umgebenden Auenwiesen. Mithin ist unbeabsichtigt ein durch Management gehaltenes Biotopmosaik entstanden, das es so in der Jenaer Saale-Aue nicht gibt.

Diese Heuschrecken-Assoziation wurde nun durch ein zufälliges Hochwasserereignis (Mai/Juni 2013) insoweit gestört, als dieses nachweisliche Folgen für die Populationen hatte. So gingen in der laufenden Vegetationsperiode die Fangzahlen bei *Chorthippus*-Arten besonders stark (auf ein Fünftel des Vorjahres) zurück. Hierzu könnten Schlupfausfälle aus den im Oberboden gelegenen Ootheken geführt haben, fiel doch die (sauerstoffblockierende) Überschwemmung genau in die Zeit der späten Embryonalentwicklung. Weniger stark waren dagegen die Fangzahlrückgänge (auf ein Drittel) bei *Tetrix tenuicornis*, der im Mai/Juni überwiegend imaginal vorhanden ist und sowohl an Pflanzen hochklettern als vermutlich auch eine Zeitlang unter Wasser ausharren kann. Diese unterschiedlichen Reaktionen der Taxa führten mithin auch zu veränderten Dominanzverhältnissen mindestens bis ins Folgejahr. Solche überflutungsbedingten Änderungen in Heuschrecken-Assoziationen, modifiziert durch regionale Verhältnisse, sind mehrfach in Auenbereichen großer Flüsse untersucht worden. So waren in der Elbe-Aue bei Dessau (Sachsen-Anhalt) auf den (meist im Frühjahr) überfluteten Wiesen überwiegend hygrophile Arten anzutreffen, während *Ch. biguttulus* höchstens auf den trockeneren Partien vorkam (FISCHER & WITSACK 2009). Zu noch stärkeren Assoziationsänderungen führten Sommer-Hochwasser, wie sie typisch für die ostösterreichischen Donau-Auen sind (DEMETZ et al. 2013). Demgegenüber wird die thüringische Saale seit den 1930er Jahren durch Talsperren im Oberlauf stark reguliert, so dass dennoch gelegentlich eintretende Überflutungen in jede Jahreszeit fallen können.

Dank

Das Management des Jena-Experiments einschließlich der Erhebung von Zeitreihen zentraler Daten wurde während der Etablierung 2001-2005 von Christiane Roscher (jetzt UFZ Leipzig), von 2005-2009 von Alexandra Weigelt (jetzt Universität Leipzig) und wird seit 2009 von Anne Ebeling koordiniert. Alle Parzellen werden unter Anleitung von Gerlinde Kratzsch jährlich zwei- bis dreimal von zahlreichen, meist studentischen Helfern aus allen Kontinenten gejätet.

Die technischen Arbeiten einschließlich der zweimaligen Mahd liegen in den Händen eines fünfköpfigen Gärtner-Teams. Die Verteilungsgrafik 2005 erstellten Osama Mustafa (Jena) und Norma Nitschke (jetzt Berlin). Das initiale Flächenfoto (Abb. 1) wurde von Christiane Roscher aufgenommen, einige Hinweise zu den Legenden gab Anja Vogel, das Abstract korrigierte Mary Gizzie-Voigt. Dietmar Klaus (Rötha) machte kurzfristig einen Buchauszug als PDF verfügbar. Für die kritische Durchsicht mit hilfreichen Anmerkungen zum Manuskript danken wir Dr. Arne W. Lehmann (Berlin). Die Untersuchungen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (FOR 456 und 1451) gefördert.

Verfasser
PD Dr. habil. Günter Köhler, Dr. Anne Ebeling, Erik Reichelt, B.Sc.,
Dr. Winfried Voigt
Friedrich-Schiller-Universität Jena
Institut für Ökologie und Evolution
Dornburger Str. 159
D-07743 Jena
E-Mails: Guenter.Koehler@uni-jena.de
Anne.Ebeling@uni-jena.de
Erik.Reichelt@uni-jena.de
Winfried.Voigt@uni-jena.de

Literatur

DEMETZ, A.; FIEDLER, K., DRESCHKE, T. & CH. H. SCHULZE (2013): Natural floodplain dynamics shape grasshopper assemblages of meadows in the Donau-Auen National Park (Austria). – Conference Volume, 5th Symposium for Research in Protected Areas, 10 to 12 June, 2013, Mittersill: 125-129.

EBELING, A., ALLAN, E., HEIMANN, J., KÖHLER, G., SCHERER-LORENZEN, M., VOGEL, A., WEIGELT, A. & W.W. WEISSER (2013): The impact of plant diversity and fertilization on fitness of a generalist grasshopper. − Basic and Applied Ecology 14: 246-254.

EBELING, A., RZANNY, M., LANGE, M., EISENHAUER, N., HERTZOG, L.R., MEYER, S.T. & W.W. WEISSER (2018): Plant diversity induces shifts in the functional structure and diversity across trophic levels. – Oikos 127: 208-219.

FISCHER, N. & W. WITSACK (2009): Untersuchungen zum Überleben der Heuschrecken (Caelifera et Ensifera) in der Überschwemmungsaue der Elbe bei Dessau (Sachsen-Anhalt). – Hercynia, N. F. 42: 255-304.

KORBUN, TH. & M. REICH (1998): Überlebensstrategien von *Sphingonotus caerulans* (L 1767) in einer Flußlandschaft mit anthropogen stark veränderter Dynamik (Obere Rhône, Frankreich). – Articulata 13 (2):127-138.

LANDECK, I. (2017): Kap. 3.17 Heuschrecken (Saltatoria). – In: LANDECK, I., KIRMER, A., HILDMANN, CH. & J. SCHLENSTEDT (Hrsg.): Arten und Lebensräume der Bergbaufolgelandschaften: Chancen der Braunkohlesanierung für den Naturschutz im Osten Deutschlands (Berichte aus der Biologie). – Shaker Verlag, Aachen: 308-321.

LAUßMANN, H. (1993): Die Besiedlung neu entstandener Windwurfflächen durch Heuschrecken. – Articulata 8 (1): 53-59.

OELERICH, H.-M. (2004): Kap. 4.7 Heuschrecken (Saltatoria). – In: TISCHEW, S. (Hrsg.): Renaturierung nach dem Braunkohleabbau. – Teubner, Springer Fachmedien Wiesbaden: 108-115.

PETER, H.-U., KÖHLER, G. & A. STRAKA (1981): Zur Regeneration gestörter Ökosysteme – die Wiederbesiedlung begifteteter Rasenflächen durch Arthropoden. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Friedrich-Schiller-Universität Jena, Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe, 30. Jg. (H. 5): 645-660.

PRATSCH, R. (2004/unveröff.): Die Konsumentenstruktur (Arthropoda) ausgewählter Wirtschaftswiesen in der Umgebung des Jenaer Biodiversitätsprojektes. – Magisterarbeit, FSU Jena, Institut für Ökologie, 90 S.

REICH, M. (1991): Grasshoppers (Orthoptera, Saltatoria) on alpine and dealpine riverbanks and their use as indicators for natural floodplain dynamics. – Regulated Rivers 6: 333-339.

REICH, M. (2006): Linking metapopulation structures and landscape dynamics: grasshoppers (Saltatoria) in alluvial floodplains. – Articulata, Beiheft 11, 154 pp.

REICHELT, E. (2016/unveröff.): Beeinflusst die Pflanzendiversität die Heuschreckenzönosen? Untersuchungen im Jena-Experiment. – Bachelorarbeit, FSU Jena, Institut für Ökologie, 42 S.

RIETZE, J. (1994): Zum Ausbreitungsverhalten von Feldheuschrecken: Erfahrungen, Methoden und Ergebnisse. – Articulata 9 (1): 43-58.

ROSCHER, CH., SCHUMACHER, J., BAADE, J., WILCKE, W., GLEIXNER, G., WEISSER, W.W., SCHMID, B. & E.-D. SCHULZE (2004): The role of biodiversity for element cycling and trophic interactions: an experimental approach in a grassland community. – Basic and Applied Ecology 5: 107-121.

SCHERBER, CH., HEIMANN, J., KÖHLER, G., MITSCHUNAS, N. & W.W. WEISSER (2010): Functional identity versus species richness: herbivory resistance in plant communities. – Oecologia 163: 707-717.

SPECHT, J., SCHERBER, CH., UNSICKER, S.B., KÖHLER, G. & W.W. WEISSER (2008): Diversity and beyond: plant functional identity determines herbivore performance. – Journal of Animal Ecology 77: 1047-1055.

STRAUBE, S. (2013): Zur Biologie und Ökologie der Ödlandschrecken *Sphingonotus caerulans* (L.) und *Oedipoda caerulescens* (L.) (Caelifera, Acrididae) unter Berücksichtigung verschiedener Bedingungen in einer mitteldeutschen Flusslandschaft. − Shaker Verlag, Aachen, 184 S., 75 S. Anhang.

WEISSER, W.W., ROSCHER, CH., MEYER, S.T., EBELING, A., LUO, G., ALLAN, E., BEßLER, H., BARNARD, R.L., BUCHMANN, N., BUSCOT, F., ENGELS, CH., FISCHER, CH., FISCHER, M., GESSLER, A., GLEIXNER, G., HALLE, S., HILDEBRANDT, A., HILLEBRAND, H., KROON, H. DE, LANGE, M., LEIMER, S., LE ROUX, X., MILCU, A., MOMMER, L., NIKLAUS, P.A., OELMANN, Y., PROULX, R., ROY, J., SCHERBER, CH., SCHERER-LORENZEN, M., SCHEU, S., TSCHARNTKE, T., WACHENDORF, M., WAGG, C., WEIGELT, A., WILCKE, W., WIRTH, CH., SCHULZE, E.-D., SCHMID, B. & N. EISENHAUER (2017): Biodiversity effects on ecosystem functioning in a 15-year grassland experiment: Patterns, mechanisms, and open questions. – Basic and Applied Ecology 23: 1-73. [Special issue]